HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	0年魚サクラマス(Oncorhynchus masou)スモルトの海水適応能に及ぼす甲状腺粉末投与の効果
Author(s)	征矢野, 清; 山田, 英明; 立野, 深雪; 笠原, 昇; 山内, 晧平
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 39(2), 86-95
Issue Date	1988-05
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/23991
Type	bulletin (article)
File Information	39(2)_P86-95.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北大水産彙報
39(2), 86-95. 1988.

0年魚サクラマス (*Oncorhynchus masou*) スモルトの海水適応能に及ぼす甲状腺粉末投与の効果

征矢野　清*・山田　英明*・立野　深雪*
笠原　　昇**・山内　晧平*

Effects of Orally Administered Thyroid Powder on Seawater Adaptability in Hatchery-reared Underyearling Masu Salmon (*Oncorhynchus masou*) Smolts

Kiyoshi SOYANO*, Hideaki YAMADA*, Miyuki TATENO*,
Noboru KASAHARA** and Kohei YAMAUCHI*

Abstract

Underyearling masu salmon (*Oncorhynchus masou*) smolts from May, June and July batches were reared and fed daily with a diet containing thyroid powder (25 g/1 kg diet) at 3% body weight. After two weeks, treated and control fishes were directly transferred from freshwater to seawater (32‰) to determine the effects of thyroid hormone on seawater adaptability. Serum thyroxine and sodium concentration as well as gill and kidney Na^+-K^+ ATPase activity were measured at 0, 24 and 96 h after transfer to seawater. There was no significant difference in the serum sodium concentration between treated and control groups. Gill and kidney Na^+-K^+ ATPase activity of the treated groups were not significantly different in May and June batches but were lower in July batch compared to the control groups. Moreover, there was no significant difference in the serum thyroxine concentration between treated and control groups. These data suggest that seawater adaptability was not enhanced by thyroid powder administration. Probably, thyroid hormone alone does not induce a direct effect on the seawater adaptability of masu salmon smolts.

緒　　言

サケ科魚類の多くは来るべき海洋生活への移行に先立ち，銀化 (smoltification) を起こす。この銀化は体色の銀白化・背鰭と尾鰭末端部の黒色化を伴った形態的変化，海水適応能の発達を促す生理的変化および降河行動を起こす行動的変化等を含む複雑多岐にわたる現象である。この銀化現象に甲状腺ホルモンが関与していることは古くから知られている (Hoar, 1976; Folmar and Dickhoff, 1980) が，銀化における甲状腺ホルモンの詳細な機序についてはいまだ不明な点が多い。

サクラマスは孵化後約1年間パーとして河川生活をした後，2年目の春に銀化を起こしスモルトとなるが，北海道立水産孵化場森支場で継代飼育されている個体の中には，1年目 (0年魚) に

* 北海道大学水産学部淡水増殖学講座
(*Laboratory of Fresh-Water Fish-Culture, Faculty of Fisheries, Hokkaido University*)
** 北海道立水産孵化場
(*Hokkaido Fish Hatchery*)

スモルトになるものが多く出現する。しかし，この0年魚スモルトは1年魚スモルトと同様に体色の銀白化や尾鰭および背鰭末端部の黒色化等のスモルトの形態的特徴を示すものの，海水適応能は低いことが知られている（笠原ら，1987；伴ら，1987)。この低海水適応能の原因として0年魚の甲状腺の低活性が指摘されている（伴ら，1987)。

本研究では，0年魚スモルトに甲状腺粉末を投与することによってその海水適応能を高め得るかどうか，海水移行後の血中ナトリウム量を測定するとともに，鰓および腎臓の Na^+-K^+ ATPase 活性を調べることにより検討した。

材料と方法

本実験に用いた0年魚サクラマス（*Oncorhynchus masou*）は，北海道立水産孵化場森支場において継代飼育されていた個体である。これらの魚への甲状腺粉末処理（ホルモン処理群）は5月6日，5月30日，7月2日からそれぞれ2週間行われた。海水移行試験は処理開始より2週間目の5月20日（5月実験群)，6月13日（6月実験群)，7月16日（7月実験群）の3回行った。各実験群には，それぞれスモルト出現時期，スモルト出現率50%の時期およびスモルト出現のほぼ完了時期（図1）のスモルトを用いた。実験期間中各月のスモルトの平均尾叉長は上記の海水移行時，それぞれ8.93 cm, 10.58 cm, 11.01 cm であった。スモルトの判別は体色の銀白化，尾鰭と背鰭末端部の黒色化を指標にして行った。

甲状腺粉末投与： 甲状腺粉末投与は，5月から7月までの各月の海水移行試験に先立つ2週間前より行った。甲状腺粉末（Sigma T-1251, grade 1, idodine 0.67%）25 g と小麦粉 10 g を混合したものに配合餌料 1 kg を混合したものを投与餌料とし，毎日体重の3%に当たる量を与えた。また対照群には，甲状腺粉末を含まない小麦粉と配合餌料を混合した餌を，実験群と同様に与えた。

海水移行試験： 甲状腺粉末を投与した実験群は，投与開始から2週間後に淡水から32‰海水へ直接移行した。また，対照群も同様に海水移行した。海水温度は3回の海水移行試験を通して11°Cから12°Cに保った。海水移行24時間目および96時間目に，ホルモン処理群および対照群の魚をp-アミノ安息香酸エチルで麻酔し尾柄部を切断して採血し，鰓と腎臓の摘出を行った。採血した血液は，12,000 rpm で5分間遠心して血清を分離し，得られた血清は血中ナトリウム量ならびに血中甲状腺ホルモン（サイロキシン：T_4）量の測定に供するまで−40°Cで凍結保存した。

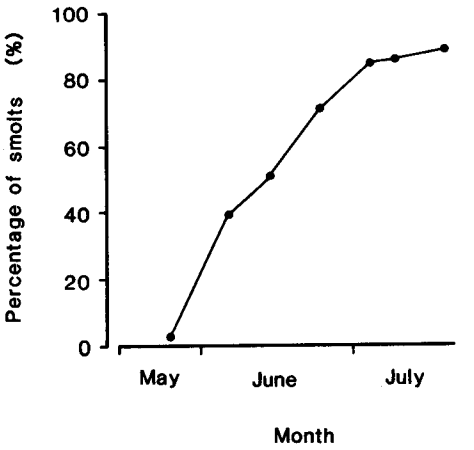

Fig. 1. Changes in the occurrence of silvering underyearling masu salmon at the Mori Hatchery in 1986.

摘出した鰓および腎臓はホモジナイズ溶液 (Sucrose 0.25 M, EDTA・2Na 6 mM, Imidazole 20 mM, pH 6.8) で十分洗浄した後，湿重量の 20 倍の同溶液でホモジナイズし Na^+-K^+ ATPase 活性の測定に供するまで−85°C で凍結保存した。

血中ナトリウム量の測定： 血中ナトリウム量は，血清 5 μl を蒸留水で 1,001 倍に希釈し，原子吸光光度計 (日立 518 型) を用い焔光分析法により測定した。

鰓・腎臓の Na^+-K^+ ATPase 活性の測定： 鰓および腎臓の Na^+-K^+ ATPase 活性の測定は以下の方法で行った。400 μl の反応液 1 (Imidazole 250 mM, ATP 12.5 mM, NaCl 337.5 mM, KCl 162.5 mM, $MgCl_2$ 50 mM) および反応液 2 (反応液 1＋Ouabain 2.5 mM) とホモジナイズした試量 100 μl の混合液を 37°C で 20 分間反応させた後，氷冷した iron-TCA (TCA 100 g/l, Thiourea 10 g/l, Mohr's salt 30 g/l) 10 ml を加えて反応を停止させ，遊離した無機リンを Goldenberg and Fermandoz (1966) 法により測定した。また試量中のタンパク質は Bradford (1976) 法により測定した。

血中甲状腺ホルモン量の測定： 血中の甲状腺ホルモン (T_4) 量は，放射免疫測定法により Suzuki and Suzuki (1981) の方法に準じて測定した。

統計処理： 得られた値は *t*-テストまたは *F*-テストにより統計処理を行い，危険率 $P<0.05$ を有意の限界とした。

結　　果

血中サイロキシン量： 甲状腺粉末を投与されたサクラマスの血中サイロキシン量と，それらの魚を直接海水移行した後の血中サイロキシン量の変化を図 2 に示した。甲状腺粉末 2 週間投与後

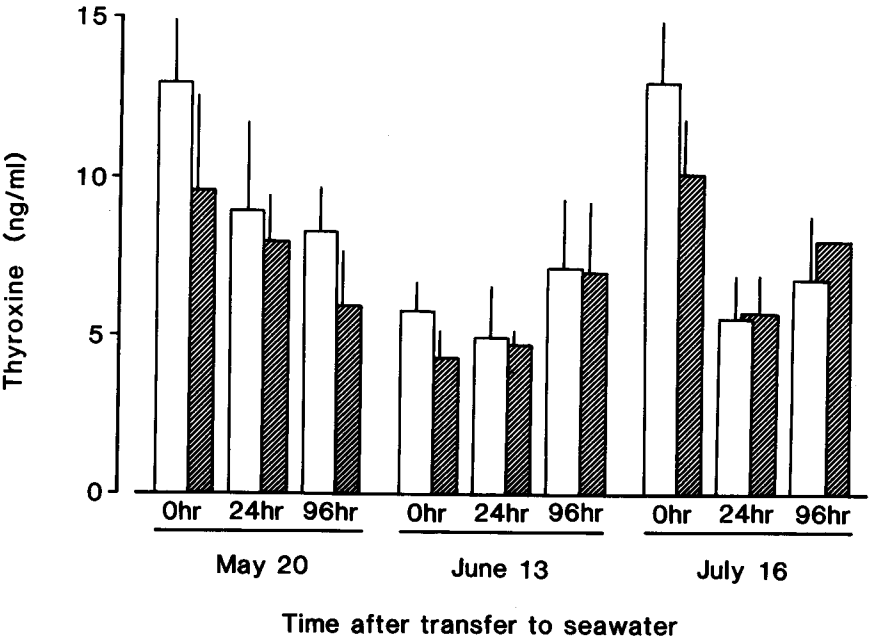

Fig. 2. Serum thyroxine concentration of underyearling masu salmon, orally administered with thyroid powder, after direct transfer to seawater (32‰).
□, control ; ▨, treated. Vertical bars represent the mean±SEM.

の血中サイロキシン量 (0時間目のホルモン処理群) は，各時期の対照群 (0時間目) のそれよりも低値を示した。それらの海水移行後の血中サイロキシン量は5月実験群では24時間目，96時間目と減少し，いずれの時間でも甲状腺ホルモン処理群のそれが低値であった。6月実験群では，海水移行24時間目にわずかの減少量がみられたが，96時間目にはその値は回復した。また，7月実験群では6月実験群とほぼ同様の傾向を示した。

血中ナトリウム量： 各実験群の海水移行後の血中ナトリウム量の変化を図3に示した。5月実験群では，海水移行時 (0時間目) のホルモン処理群および対照群の血中ナトリウム量はそれぞれ143および139 mEq/lであったが，海水移行24時間目には195および204 mEq/lまでに上昇した。さらに96時間目には両群のそれらの値は共に減少した。各時間とも両群の値に有意差はみられなかった。6月実験群の海水移行時では，ホルモン処理群および対照群の血中ナトリウム量はそれぞれ106および107 mEq/lと5月実験群のそれよりも低かった。海水移行24時間目のそれはホルモン処理群では120 mEq/l，対照群では137 mEq/lと上昇したものの，それは低値であった。しかし，96時間目にはホルモン処理群，対照群ともその値を上昇し，それぞれ175および179 mEq/lに達した。5月実験群の場合と同様，ホルモン処理群と対照群の間の血中ナトリウム量に有意差はなかった。7月実験群では，海水移行時にホルモン処理群134 mEq/l，対照群138 mEq/lと5月実験群のそれと近い値を示した。しかし，5月実験群と異なり，24時間目の血中ナトリウム量の上昇は多くはなかった。96時間目には両群とも減少し，ホルモン処理群160 mEq/l，対照群156 mEq/lであった。

鰓の Na^+-K^+ ATPase 活性： 5月実験群では海水移行時の鰓の Na^+-K^+ ATPase活性は，対照群で1.9 μmol Pi/mg protein/hr，ホルモン処理群で2.7 μmol Pi/mg protein/hrと低く，海水移行後も対照群のそれは若干の増加傾向を示したものの，ホルモン処理群のそれは96時間目で海水移

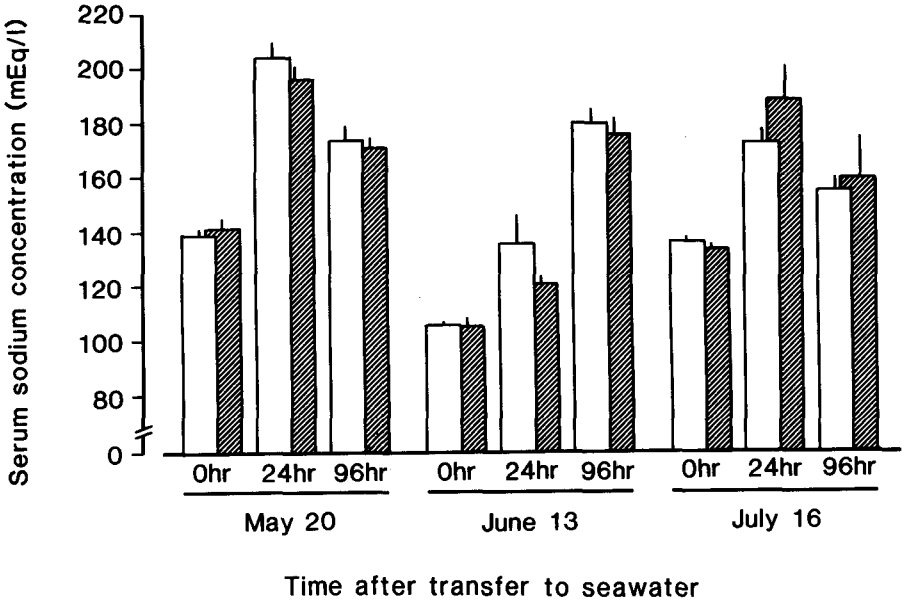

Fig. 3. Serum sodium concentration of underyearling masu salmon, orally administered with thyroid powder, after direct transfer to seawater (32‰).
□, control ; ▨, treated. Vertical bars represent the mean±SEM.

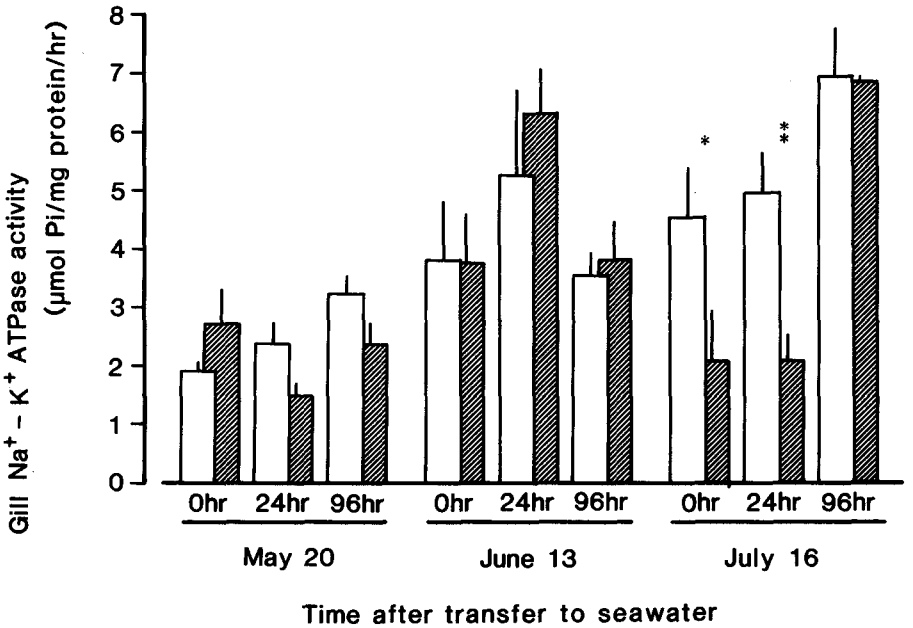

Fig. 4. Gill Na^+-K^+ ATPase activity of underyearling masu salmon, orally administered with thyroid powder, after direct transfer to seawater (32‰).
□, control; ▨, treated. Vertical bars represent the mean±SEM. * significantly different from control at $P<0.05$; ** at $P<0.01$.

行時とほとんど変化をしなかった。6 月実験群では，海水移行時両群とも 5 月に比べて高く，対照群で 3.8 μmol Pi/mg protein/hr, ホルモン処理群で 3.7 μmol Pi/mg protein/hr であった。海水移行 24 時間目に両群の値とも増加したが，96 時間目は移行時の値に戻った。7 月実験群では海水移行時，対照群は 4.6 μmol Pi/mg protein/hr と明らかに高値を示したものの，ホルモン処理群では 2.2 μmol Pi/mg protein/hr と有意に低値であった ($P<0.05$)。海水移行 24 時間目では両群の値とも変化を見せなかったが，96 時間目では対照群，ホルモン処理群のそれはそれぞれ 7.0, 6.8 μmol Pi/mg protein/hr と上昇した。

腎臓の Na^+-K^+ ATPase 活性： 腎臓の Na^+-K^+ ATPase 活性の変化を図 5 に示した。5 月実験群では，対照群，ホルモン処理群の海水移行時の Na^+-K^+ ATPase 活性はそれぞれ 16.9, 17.2 μmol Pi/mg protein/hr であったが，海水移行 24 時間目および 96 時間目にはその値は減少した。6 月実験群の対照群での海水移行時の Na^+-K^+ ATPase 活性は 9.2 μmol Pi/mg protein/hr, ホルモン処理群のそれは 11.7 μmol Pi/mg protein/hr と 5 月実験群のそれよりも低値であった。海水移行 24 時間目には両群の値とも上昇したが，96 時間目には対照群 8.0 μmol Pi/mg protein/hr, ホルモン処理群 7.9 μmol Pi/mg protein/hr と海水移行時のそれに近い値にまで下がった。7 月実験群では，海水移行時の対照群の Na^+-K^+ ATPase 活性は 16.2 μmol Pi/mg protein/hr であったが，ホルモン処理群のそれでは 13.7 μmol Pi/mg protein/hr と対照群に比べて有意に低かった ($P<0.05$)。海水移行 24 時間目では両群の値とも海水移行時とほとんど同じであった。96 時間目には対照群は 13.7 μmol Pi/mg protein/hr とその値は減少したが，ホルモン処理群のそれは 17.0 μmol Pi/mg protein/hr と増加した。

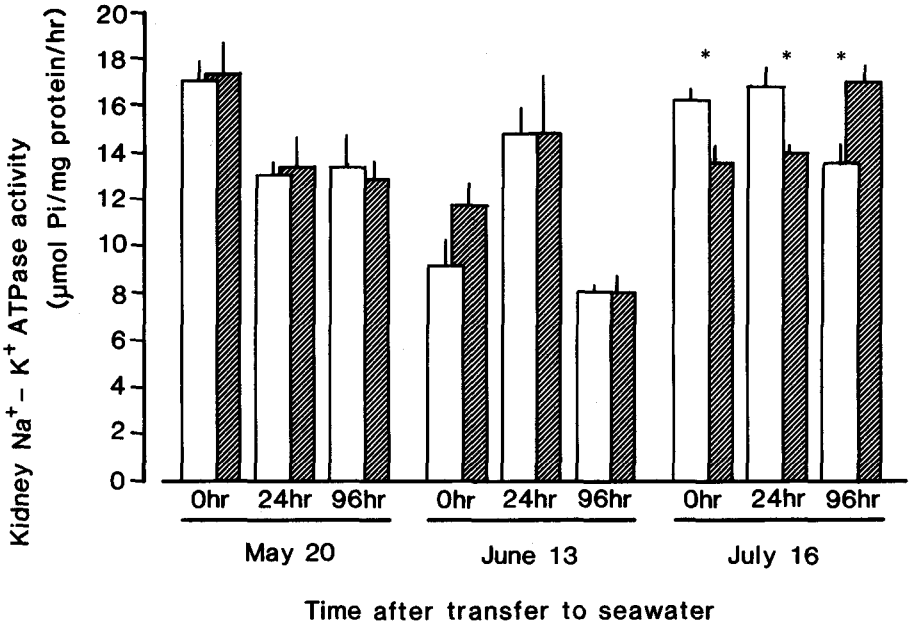

Fig. 5. Kidney Na^+-K^+ ATPase activity of underyearling masu salmon, orally administered with thyroid powder, after direct transfer to seawater (32‰).
□, control; ▨, treated. Vertical bars represent the mean±SEM. * significantly different from control at $P<0.05$.

考　　察

海洋生活への移行に先立って起こる銀化 (smoltification) は形態的，生理的および行動的変化を含む複雑な現象である。この銀化現象に甲状腺が関与していることを Hoar (1939) が組織学的に観察して以来，甲状腺ホルモンと銀化との関連を示した多くの報告がある (Hoar, 1976; Folmar and Dickhoff, 1980)。しかし，銀化現象の甲状腺ホルモンを含めたホルモン支配機構に関しては，いまだ解決すべき多くの問題を残している。

銀化の進行にともない血中甲状腺ホルモン (サイロキシン：T_4) が上昇することは，ギンザケ (Dickhoff et al., 1978; Folmar and Dickhoff, 1979; Sower et al., 1984; Nishioka et al., 1985; Patino and Schreck, 1986), 大西洋サケ (Lindahl et al., 1983; Boeuf and Prunet, 1985), マスノスケ，スチールヘッド (Dickhoff et al., 1982a), アマゴ (Nagahama et al., 1982; Yamauchi et al., 1984) で知られている。また，サクラマスでも同様な T_4 のピークが観察されている (Nishikawa et al., 1979; Yamauchi et al., 1984, 1985)。これらの血中 T_4 量の上昇と平行して鰓の Na^+-K^+ ATPase 活性と海水抵抗性が増加する (Folmar and Dickhoff, 1979, 1981; Sullivan et al., 1983; Yamauchi et al., 1984; Boeuf and Prunet, 1985) ことから，甲状腺ホルモンは鰓の Na^+-K^+ ATPase 活性に関与している可能性が示唆されている (Folmar and Dickhoff, 1979; Knoeppel et al., 1982)。

本実験に用いた0年魚スモルトは，1年魚スモルトに比べて海水適応能が低い (笠原ら，1987; 伴ら，1987) が，その原因の一つとして，0年魚スモルトの甲状腺活性が1年魚スモルトのそれよりも低いことが指摘されている (伴ら，1987)。これまで，ギンザケ (Fagerlund et al., 1980) や

大西洋サケ (Refstie et al., 1982 ; Saunders et al., 1985) では，甲状腺ホルモン (トリヨードサイロニン：T_3) の経口投与は海水中での生残率を高めることが知られている。しかし，本実験では甲状腺粉末投与によって，0年魚スモルトの海水適応能を高めることはできなかった。同様な結果はアマゴ (Miwa and Inui, 1985) やサクラマス (Ikuta et al., 1985) でもみられ，それらへの T_3 の投与は海水適応能を発達させることはできなかった。このように，サケ科魚類において甲状腺ホルモンの海水適応能獲得に対する作用に関しては統一的な結果が得られておらず，その機構の詳細はいまだ不明である。

サクラマス0年魚スモルトの海水適応能の低さは，他の浸透圧調節器官である鰓，鰓蓋膜，皮膚，胃腸間，腎臓や膀胱膜 (Loretz et al., 1982) の発達に時期的ずれが生じており，さらにこの時期的ずれは甲状腺の低活性に起因している可能性が示されている (伴ら，1987)。しかし，本実験では甲状腺粉末投与によって上記器官のうち少なくとも鰓および腎臓の Na^+-K^+ ATPase 活性を上げることができなかった。さらに，ホルモン処理はこれらの魚の海水適応能も高めることができなかったので，鰓および腎臓以外の他の浸透圧調節器官の発達も同様に促進することができなかったものと思われる。この原因として本実験でみられたように，甲状腺粉末投与された個体の血中甲状腺ホルモン (T_4) 量が増加しなかったことが考えられるかもしれない。

興味深いことに，7月実験群では甲状腺粉末を投与されたサクラマスの鰓および腎臓の Na^+-K^+ ATPase 活性は対照群のそれに比べて有意に減少した。これは投与された甲状腺ホルモンが，7月実験群にはこれらの組織に対して抑制的に作用したためと思われる。Dickhoff et al. (1977 ; 1982b) はギンザケで低濃度の T_4 処理は鰓の Na^+-K^+ ATPase 活性を上げるが，高濃度での長期間処理は逆にその ATPase 活性を下げると述べている。したがって，今後は投与するホルモンの濃度および処理期間等を十分に検討する必要があるが，同濃度の甲状腺粉末処理に対して7月実験群の鰓および腎臓の ATPase 活性のみが抑制的に作用したことは，それらの組織の甲状腺ホルモンに対する反応性に季節的差異が存在していることを示しているのかもしれない。

最後に本実験で用いた甲状腺粉末の濃度および処理期間では，0年魚サクラマスの海水適応能を高めることができなかった。銀化に伴って T_4 以外のホルモン，すなわち成長ホルモン (Sweeting et al., 1985 ; Richman, 1985), プロラクチン (Richman, 1985), 性ホルモン (Sower et al., 1984 ; Patino and Schreck, 1986 ; 山田ら，1987), コルチゾール (Specker and Schreck, 1980 ; Schreck, 1982 ; Virtanen and Soivio, 1985), ソマトメジン (Lindahl et al., 1985) が上昇することが知られている。サケ科魚類の銀化現象の解析が困難なのは，これらの諸ホルモンが複雑に作用しあうことにより種々の現象が同時期に生起するため，個々の現象を分離して解析することができないことにある。しかし，0年魚スモルトの特徴は1年魚スモルトに比べて海水適応能が劣っていることから，0年魚スモルトの低海水適応能の原因とその発達を調べることによって，サクラマススモルトの海水適応能のホルモン支配を明らかにすることができるかもしれない。今後，投与する甲状腺ホルモンの濃度，処理期間，さらにそれへの反応の季節的差等を検討していくのに加えて，甲状腺ホルモンと上記の諸ホルモンとの関連を考察していく必要があろう。

要　　約

北海道立水産孵化場森支場で継代飼育されているサクラマスのうち，0年魚として銀化を起こしたスモルトに5月から7月の各月にそれぞれ2週間甲状腺粉末 (25 g/1 kg diet) を投与し，海水適応能が発達するか否かを検討した。海水 (32‰) 移行24時間目および96時間目に血中のナトリウム量および甲状腺ホルモン (T_4) 量を測定するとともに，鰓および腎臓の Na^+-K^+ ATPase 活性を併せて測定した結果，以下の知見を得た。

1. いずれの実験群においてもホルモン処理群，対照群とも海水移行24年時間目の魚の血中T_4量は海水移行時のそれよりも低値であった。5月実験群では96時間目に血中量は減少したが，6月および7月実験群のそれは増加した。しかし，上記実験群のいずれの場合でもホルモン処理群の血中T_4量は対照群のそれよりも低い傾向を示した。

2. 各実験群の血中ナトリウム量は，ホルモン処理群と対照群で有意な差は認められなかった。各月の実験群のうち，6月実験群の血中ナトリウム量が海水移行24時間目に淡水中でのそれに近い値を示し，このことは調べられた月のうち6月に海水適応能が発達する傾向を示しているものと思われる。

3. 5月および6月実験群の鰓および腎臓のNa^+-K^+ ATPase活性は，ホルモン処理群と対照群の間に有意な差は認められなかったが，7月実験群では海水移行時および海水移行24時間目のホルモン処理群のATPase活性は対照群のそれよりも有意に低かった。このことは，これらの組織に甲状腺ホルモンに対する季節差があることを示している。

謝　　辞

この研究を行うにあたり，実験魚の提供，飼育等多大の御協力を賜った，北海道立水産孵化場森支場外崎久場長ならびに同支場職員の方々に厚く御礼申し上げる。また，本研究に対し適切な御助言を賜った，北海道大学水産学部水産増殖学科淡水増殖学講座，高橋裕哉教授ならびに同講座大学院生の方々に深謝する。

文　　献

伴　真俊・笠原　昇・山内晧平 (1987). 池産サクラマス0年魚の銀化に伴う生理的変化. 水産孵化場研報, **42**: 19-26.

Bradford, M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, **72**: 248-254.

Boeuf G., and Prunet, P. (1985). Measurements of gill (Na^+-K^+)-ATPase activity and plasma thyroid hormones during smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, **45**: 111-119.

Dickhoff, W.W., Folmar, L.C., and Gorbman, A. (1977). Relationship of thyroxine and gill Na^+-K^+ adenosine triphosphatase (ATPase) in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Am. Zool.*, **17** (4): 857. (abstr.).

Dickhoff, W.W., Folmar, L.C., and Gorbman, A. (1978). Changes in plasma thyroxine during smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **36**: 229-232.

Dickhoff, W.W., Folmar, L.C., Mighell, J.L., and Mahnken, C.V.W. (1982a). Plasma thyroid hormones during smoltification of yearling and underyearling coho salmon and yearling chinook salmon snd steelhead trout. *Aquaculture*, **28**: 39-48.

Dickhoff, W.W., Darling, D.S., and Gorbman, A. (1982b). Thyroid function during smoltification of salmonid fish. In: Institute of Endocrinology, Gunma University (Editor), *Phylogenic Aspects of Thyroid Hormone Actions*. Gunma Symposia on Endocrinology, **19**: 45-61.

Fagerlund, U.H.M., Higgs, D.A., McBride, J.R., Plotnikoff, M.D., and Dosanjh, B.S. (1980). The potential for using the anabolic hormones 17α-methyltestosterone and (or) 3, 5, 3′-triiodo-L-thyronine in the freshwater rearing of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and the effects of subsequent seawater performance. *Can. J. Zool.*, **58**: 1424-1432.

Folmar, L.C., and Dickhoff, W.W. (1979). Plasma thyroxine and gill Na^+-K^+ ATPase changes during seawater acclimation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **63A**: 329-332.

Folmar, L.C., and Dickhoff, W.W. (1980). The parr-smolt transformation (smoltification) and

seawater adaptation in salmonids. A review of selected literature. *Aquaculture*, **21**: 1-37.

Folmar, L.C., and Dickhoff, W.W. (1981). Evaluation of some physiological parameters as predictive indices of smoltification. *Aquaculture*, **23**: 309-324.

Goldenberg, H., and Fermandoz, A. (1966). Simplified method for the estimation of inorganic phosphorus in body fluids. *Clin. Chem.*, **12**: 871-882.

Hoar, W.S. (1939). The thyroid gland of Atlantic salmon. *J. Morphol.*, **65**: 257-295.

Hoar, W.S. (1976). Smolt transformation: evolution, behavior and physiology. *J. Fish. Res. Board Can.*, **33**: 1234-1252.

Ikuta, K., Aida, K., Okumoto, N., and Hanyu, I. (1985). Effects of thyroxine and methyltestosterone on smoltification of masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Aquaculture*, **45**: 289-303.

笠原　昇・立野深雪・山内晧平 (1987). 池産サクラマス 0^+ スモルトの海水適応. 近海漁業資源の家魚化システムの開発に関する総合研究 (マリーンランチング計画) 昭和61年度委託事業報告書　池産系スモルトの効率的生産-安定生産 6-10. 北海道立水産孵化場.

Knoeppel, S.J., Atkins, D.L., and Packer, R.K. (1982). The role of the thyroid gland in osmotic and ionic regulation in *Fundulus heteroclitus* acclimated to freshwater and seawater. *Comp. Biochem. Physiol.*, **73A**: 25-29.

Lindahl, K., Lundqvist, H., and Rydevik, M. (1983). Plasma thyroxine levels and thyroid gland histology in Baltic salmon (*Salmo salar* L.) during smoltification. *Can. J. Zool.*, **61**: 1954-1958.

Lindahl, K.I., Sara, V., Fridberg, G., and Nishimiya, T. (1985). The presence of somatomedin in the Baltic salmon, *Salmo salar*, with special reference to smoltification. *Aquaculture*, **45**: 177-183.

Loretz, C.A., Collie, N.L., Richman III, N.H., and Bern, H.A. (1982). Osmoregulatory changes accompanying smoltification in coho salmon. *Aquaculture*, **28**: 67-74.

Miwa, S., and Inui, Y. (1985). Effects of L-thyroxine and ovine growth hormone on smoltification of amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, **58**: 436-442.

Nagahama, Y., Adachi, S., Tashiro, F., and Grau, E.G. (1982). Some endocrine factors affecting the development of seawater tolerance during the parr-smolt transformation of the amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*. *Aquaculture*, **28**: 81-90.

Nishikawa, K., Hirashima, T., Suzuki, S., and Suzuki, M. (1979). Changes in circulating L-thyroxine and L-triiodothyronine of the masu salmon, *Oncorhynchus masou*, measured by radioimmunoassay. *Endocrinol. Jpn.*, **26**: 731-735.

Nishioka, R.S., Young, G., Bern, H.A., Jochimsen, W., and Hiser, C. (1985). Attempts to intensify the thyroxine surge in coho and king salmon by chemical stimulation. *Aquaculture*, **45**: 215-225.

Patino, R., and Schreck, C.B. (1986). Sexual dimorphism of plasma sex steroid levels in juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during smoltification. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **61**: 127-133.

Richman III, N.H. (1985). Endocrine control of smoltification in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Ph. D. thesis, University of California.

Refstie, T. (1982). The effect of feeding thyroid hormones on saltwater tolerance and growth rate of Atlantic salmon. *Can. J. Zool.*, **60**: 2706-2712.

Saunders, R.L., McCormick, S.D., Henderson, E.B., Eales, J.G., and Johnston, C.E. (1985). The effect of orally administered 3, 5, 3′-triiodo-L-thyronine on growth and salinity tolerance of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, **45**: 143-156.

Schreck, C.B. (1982). Stress and rearing of salmonids. *Aquaculture*, **28**: 241-249.

Sower, A.S., Sullivan, C.V., and Gorbman A. (1984). Changes in plasma estradiol and effects of triiodothyronine on plasma estradiol during smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **54**: 486-492.

Specker, J.L., and Schreck, C.B. (1980). Stress responses to transportation and fitness for marine survival in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolts. *J. Fish. Res. Board Can.*, **37**: 765-769.

Sullivan, C.V., Dickhoff, W.W., Brewer, S.D., and Johnston, G.P. (1983). Plasma thyroid hormone concentrations and gill (Na+K)-ATPase activities in postemergent pink salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **112**: 825-829.

Suzuki, S., and Suzuki, M. (1981). Changes in thyroidal and plasma iodine compounds during and after metamorphosis of the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **45**: 74-81.

Sweeting, R.M., Wagner, G.F., and McKeown, B.A. (1985). Changes in plasma glucose, amino acid nitrogen and growth hormone during smoltification and seawater adaptation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Aquaculture*, **45**: 185-197.

Virtanen, E., and Soivio, A. (1985). The patterns of T_3, T_4, cortisol and Na^+-K^+-ATPase during smoltification of hatchery-reared *Salmo salar* and comparison with wild smolts. *Aquaculture*, **45**: 97-109.

山田英明・太田博巳・山内晧平 (1987). サクラマス *Oncorhynchus masou* の銀化に伴う血中甲状腺ホルモン，エストラダイオール-17β およびテストステロン量の変化. 水産孵化場研報, **42**: 1-11.

Yamauchi, K., Koide, N., Adachi, S., and Nagahama, Y. (1984). Changes in seawater adaptability and blood thyroxine concentrations during smoltification of the masu salmon, *Oncorhynchus masou*, and the amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*. *Aquaculture*, **42**: 247-256.

Yamauchi, K., Ban, M., Kasahara, N., Izumi, T., Kojima, H., and Harako, T. (1985). Physiological and behavioral changes occurring during smoltification in the masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Aquaculture*, **45**: 227-235.